

대구, *Gadus macrocephalus*, 자어의 첫 섭식 시 기아와 늦은 먹이 공급이 성장과 생존에 미치는 영향

신민규 · 이소광¹ · 전해련² · 주재형² · 곽우석^{2,*}

국립수산과학원 양식관리과, ¹경상남도 수산자원연구소, ²경상대학교 해양산업연구소 해양생물교육연구센터

Effects of Starvation and Delayed Feeding on Growth and Survival of Pacific Cod *Gadus macrocephalus* Larvae by Min-Gyu Shin, So-Gwang Lee¹, Hae-Ryeon Jeon², Jae-Hyeong Joo² and Woo-Seok Gwak^{2,*} (Aquaculture Research Division, National Institute of Fisheries Science, Busan 46083, Republic of Korea; ¹Fisheries Resources and Research Institute, Gyeongnam, Tongyeong 50411, Republic of Korea; ²The Marine Bio-Education & Research Center, The Institute of Marine Industry, Gyeongsang National University, Tongyeong 53064, Republic of Korea)

ABSTRACT The present study aimed to investigate the influence of starvation on growth, survival and swimming ability of Pacific cod *Gadus macrocephalus* larvae. Notochord length, musculature height, body depth, gut height and volume of yolk of reared larvae were measured to determine the growth parameters. A significant difference was observed in all morphometric characteristics before 15 DAH (days after hatching). Body depth and volume of yolk of unfed larvae were significantly smaller than those of fed larvae from 9 DAH ($P < 0.05$). Almost all yolk in fed group was consumed at 11 DAH. Survival and growth of larvae were observed to determine the effect of delayed initial feeding (2 DAH, 3 DAH, 4 DAH, unfed). All larvae in the unfed group died by 15 DAH and the larvae in other experimental groups survived until the end of the experiment to 21 DAH. Survival rate was not significantly different between the 2 DAH group ($17.5 \pm 4.27\%$) and the 3 DAH group ($20.5 \pm 1.5\%$) at 21 DAH ($P > 0.05$). However, there was a significant difference in survival rate between the 3 DAH group and the 4 DAH group ($11.7 \pm 1.52\%$) ($P < 0.05$). There was no significant difference in notochord length among the groups fed from 2 DAH, 3 DAH and 4 DAH at 21 DAH ($P > 0.05$). The swimming ability in fed group gradually increased in both cruising and burst swimming speeds, while those abilities in unfed group gradually decreased after reaching the peak at 6 DAH in both cruise (18.7 ± 6.56 mm/s) and burst swimming speed (43.5 ± 12.65 mm/s).

Key words: *Gadus macrocephalus*, larvae, first feeding, starvation, survival, swimming performance

서 론

많은 해산 어류가 외부 먹이를 먹기 시작하는 자어기는 어류 생활사 중 사망률이 가장 높은 시기이다(Paperna, 1978; Houde, 1987; Dou *et al.*, 2005). 자어기는 내부영양 물질인 난황이 감소함에 따라 외부의 먹이 섭식이 반드시 필요해지며 이때 먹이 섭식에 실패하면 사망으로 이어진다(Yin and Blaxter, 1987a). 대부분의 해산 자어는 수영능력이 약해서 해류의 흐름

에 따라 이동되며 먹이가 적은 곳으로 이동되었을 때 기아가 발생하게 된다(Yokota *et al.*, 2016). 특히 자어기 기아는 기형 및 수영능력 상실 등을 유발하여 포식자의 공격을 피할 수 없는 원인이 된다(Houde, 1974; Dou *et al.*, 2002). 따라서 기아 정도에 따라 자어 생존 확률이 변동되므로 어류의 초기생활사를 이해하는 데 기아의 영향을 파악하는 것은 중요한 분야이다.

이번 연구 대상 어종인 대구는 대구목(Gadiformes), 대구과(Gadidae), 대구속(*Gadus*)에 속하며 우리나라를 포함한 오호츠크해, 베링해, 알래스카만부터 캘리포니아 연안까지 광범위하게 분포한다(Westrheim, 1996). 대구는 한해성 어종으로 크

*Corresponding author: Woo-Seok Gwak Tel: 82-55-772-9152,
Fax: 82-55-772-9159, E-mail: wsgwak@gnu.ac.kr

기가 최대 1m에 달하며 우리나라에는 동해, 서해, 남해 계군이 존재하며 남해 계군의 경우 진해만에서 11월부터 산란을 하는 것으로 알려져 있다(Gwak and Nakayama, 2011).

우리나라 대구의 어획량은 1951년 이후부터 많게는 약 7,000 ton에서 적게는 약 400 ton까지 큰 폭으로 변화했으며 1994년에는 진해만을 포함한 한국 남해안에서 한 개체도 어획되지 않았다(MMAF, 2007). 감소하는 대구 자원 회복을 위해 1980년대부터 수정란 방류를 시작하였으며 2002년 이후부터 방류 효과를 높이기 위해 수정란 및 치어를 방류하고 있다(Gyeong-sangnamdo, 2008).

대구 수정란이 부화하는 겨울철은 자어의 먹이인 동물성 플랑크톤 현존량이 사계절 중 가장 적어(Kang, 2008), 다른 시기에 비해 자어가 기아에 노출되기 쉽다. 특히 자치어기의 기아 발생은 자연 서식지에서 가장 중요한 사망원인이며(Hunter, 1981), 이러한 초기생활사 동안의 사망은 연급군의 크기에 큰 영향을 미치기 때문에(Blaxter and Hempel, 1963; Ryland and Nichols, 1975), 기아가 자어의 생존에 미치는 영향을 파악하는 것은 대구 자원 변동을 이해하는 데 중요한 역할을 할 것이다. 인공종묘 생산에 있어서도 적절한 첫 섭식 시기는 매우 중요하며, 많은 연구에서 적절한 시기에 첫 먹이 공급 시 성장과 생존율이 증가하였다(Yoseda *et al.*, 2006; Kailasam *et al.*, 2007; Yokota *et al.*, 2016). 따라서 대구 종묘생산 시 적절한 첫 먹이 공급시기 파악을 통해 방류용 종묘의 생존율을 향상시킬 필요가 있다.

이번 연구에서는 대구 자어의 첫 섭식시기에 기아와 첫 섭식 지연이 자어의 성장과 생존에 미치는 영향을 파악하였다. 또한 방류종묘의 생존율 향상을 위해 적절한 첫 먹이 공급시기를 밝히고자 하였다. 기아가 자어의 생존에 미치는 영향을 파악하기 위하여 형태발달과 유영능력을 비교분석 하였으며, 자어에 첫 먹이 공급 시기를 달리하여 첫 섭식 시기가 생존에 미치는 영향을 분석하였다.

재료 및 방법

1. 수정란 관리

대구 수정란은 2016년 1월 8일에 경상남도 마산시 합포구 원전에서 호망으로 어획한 친어를 이용하여 오전 10시 30분에 건도법으로 인공수정시켰다. 인공수정에는 암컷 4마리(전장 69~76 cm, 체중 3.4~4.0 kg)와, 수컷 3마리(전장 71~76 cm, 체중 4.1~4.5 kg)를 이용하였다. 수정란은 경상남도수산자원연구소로 1시간 30분 운반한 후 맥도날드 부화기(McDonald's Egg Hatchery)에서 인공부화 시켰으며, 부화 시까지 수온, 염분, 용존산소, 조도를 매일 2회(9시, 13시) 측정하였다. 평균 수온, 염분, 용존산소, 조도는 $11.18 \pm 0.55^\circ\text{C}$, 33.20 ± 0.15 psu,

9.48 ± 0.66 mg/L, 200 lux이었다. 부화 시점은 수정란이 50% 이상 부화하였을 때로 정하였다. 부화 자어의 개구 시기를 파악하기 위해서 부화 직후부터 10개체씩 6시간 간격으로 관찰하였으며, 입이 열릴 것으로 예상된 시점부터 1시간 간격으로 확인하여 개구 시기를 파악하였다. 개구 시기는 10개체 중 50% 이상 개구되었을 때로 정의하였다.

2. 첫 먹이 공급 지연이 생존에 미치는 영향

먹이 공급 시기에 따라 부화 후 2일 급이구(2 DAH), 부화 후 3일 급이구(3 DAH), 부화 후 4일 급이구(4 DAH), 무급이구(Unfed) 총 4가지 조건에서 실험을 진행하였다. 각 조건 별 3회 반복하여 실험하였다. 실험 수조는 물이 빠질 수 있는 원기둥 모양의 망이 있는 5L 아크릴 원형 수조를 이용하였으며, 각 실험 수조에 개구 직후 자어를 200마리씩 수용하였다. 그 후 각 조건에 맞게 영양 강화된 로티퍼(*Brachionus rotundiformis*)를 5~10개체/mL 되도록 1일 2회(09:00, 15:00) 공급하였고, 무급이구는 실험 시작부터 모든 개체가 사망할 때까지 먹이를 공급하지 않았다. 사육수는 고압모래여과기에서 여과된 자연해수를 사용하였으며, 여과 해수는 1분에 약 50~100 mL를 공급하였다. 에어레이션은 약하게 유지하였으며, 형광등을 이용하여 200 lux의 조도를 유지하였고 광주기는 10L:14D [Light(L):Dark(D)]였다. 여과된 자연해수는 수온, 염분을 매일 2회(9시, 13시) 측정하였으며, 평균 수온, 염분은 $7.70 \pm 1.07^\circ\text{C}$, 33.36 ± 0.21 psu이었다. 환수는 매일 9시와 13시에 고형물 제거 및 자어 사체 계수를 위해 1일 2회 실시하였다. 생존율은 전날 생존해 있던 자어 수와 사망한 자어 수를 비교하여 구하였다. 실험이 끝나는 부화 후 21일에 각 수조에 생존한 자어 10개체씩 채집하여 척삭장을 측정하였다.

3. 형태 발달과 기아 시 영향

실험은 먹이 공급 유무에 따라 급이구와 무급이구로 나누어 각 조건 별 3회 반복 사육을 실시하였다. 실험수조는 80L 아크릴 원형 수조에 물이 빠질 수 있는 원기둥 모양의 망이 있는 구조였으며, 부화 직후 자어를 30개체/L 수용하였다. 여과 해수는 1분에 450~500 mL를 공급하였다. 환수는 로티퍼 사체 및 고형물 제거를 위해 1일 1회 실시하였다. 그 외 조건은 “2. 첫 먹이 공급 지연이 생존에 미치는 영향”과 동일하게 유지했다.

자어의 형태 관찰을 위해 부화 후 6일까지 매일, 그 후부터 21일까지 3일 간격으로 각 조건 당 30개체씩 3반복으로 시료를 채집하였다. 채집한 자어는 5% 중성 포르말린에 고정된 직후 실체현미경(SZX 16, Olympus, Tokyo, Japan) 하에서 영상촬영장치(DP25, Olympus, Tokyo, Japan)를 이용하여 형태 관찰을 실시하였으며, 영상분석 시스템(Analysis LS 5.0 soft image solution, Olympus, Pennsylvania, USA)을 이용하여 척

삭장, 체고, 근높이, 장높이, 난황길이, 난황높이를 0.001 mm까지 측정하였다. 난황 흡수 완료시기를 파악하기 위해 기존 시료 채집 날에는 각 수조 당 30개체씩 관찰하였으며, 그 외 날에는 10개체를 채집하여 난황 흡수 완료 시기를 확인하였다. 난황이 새끼줄 모양으로 변화한 후 더 이상 난황 감소가 확인되지 않는 날을 난황 흡수 완료시기로 정하였으며, 난황 부피는 Blaxter and Hempel (1963)의 방법 [난황부피 = $\pi/6 \times lh^2$, (l: 난황길이, h: 난황 높이)]을 이용하여 계산하였다.

4. 유영능력 발달과 기아 시 영향

형태 발달과 기아 시 영향 실험 수조에서 부화 직후부터 3일 간격으로 급이구와 무급이구에서 각 15개체씩 채집하여 유영능력을 관찰하였다. Masuda (2009)를 참고하여 벽면에 검은색 비닐 시트를 붙인 지름 10 cm의 1L 비커에 자어 한 마리씩 수용하여 3분간 안정을 취한 후 2분간 촬영하였다. 촬영한 2분 중 1분 30초 동안 순항유영을 촬영하였고 나머지 30초 동안 돌진유영을 촬영하였다. 돌진유영을 촬영하기 위하여 약 20 g의 추를 줄에 매달아 10초 간격의 일정한 세기로 세 번 비커에 자극을 주어 자극에 놀라 움직이는 반응을 촬영하였다. 촬영은 영상촬영장치 (DSC-RX100, Sony, Tokyo, Japan)를 이용하여 30 frames/s로 하였으며, 영상분석 시스템 (Vegas Pro 13.0)을 이용하여 30 frames/s씩 사진을 추출하여 순항유영과 돌진유영의 이동거리를 측정하였다. 그 후 가장 많이 이동했을 때를 기준으로 유영속도를 계산하였으며, 돌진유영의 경우 추에 대해 반응할 때만 돌진유영으로 취급하였다. 돌진유영을 했을 때 직진율을 구하였으며, 직진율은 Yin and Blaxter (1987b)의 방법을 참고하여 다음의 방법 [직진율 = A/B, (A: 유영의 시작과 종료 지점 사이의 직선거리, B: 실제 이동한 거리)]으로 계산하였다. 자어의 지속유영능력을 평가하기 위하여 자어가 1분 30초 동안 움직인 평균시간을 측정하였으며, 측정한 15개체 중 1분 30초 동안 움직인 평균시간이 적은 순으로 5개체를 제외하고 10개체의 유영능력을 구하였다.

5. 통계 처리

통계분석은 SPSS 23.0 통계 프로그램을 사용하였으며 유의확률은 $P < 0.05$ 수준에서 확인하였다. 각 조건 별 생존율 비교를 위해 부화 후 21일의 생존율을 일원배치분석 (One-way ANOVA test)을 통해 분석하였으며 유의한 차이를 나타내었을 때 ($P < 0.05$), Tukey's honest significant difference (HSD) test를 이용하여 사후검정 하였다 ($P < 0.05$). 또한 생존율 실험에서 부화 후 21일까지 생존한 자어의 척삭장에 대하여 일원배치분석 (One-way ANOVA test)과 Tukey's honest significant difference (HSD) test를 이용하여 통계처리 하였다 ($P < 0.05$). 형태 비교를 위해 독립 T-검정 (Independent sample t-test)을 통해 먹이

공급 유무에 따른 척삭장, 체고, 근높이, 장높이에 대하여 부화 후 0일부터 6일까지, 그 후 3일 간격으로 21일까지 비교 분석을 실시하였으며 ($P < 0.05$), 난황부피의 경우 부화 직후부터 난황 흡수 완료 시까지 매일 비교분석을 실시하였다 ($P < 0.05$).

결 과

대구 수정란은 원형으로 유구가 없었으며, 약한 점착성을 가진 침성란이었다. 난경은 1.041~1.211 mm (평균 1.126 ± 0.048 mm, $n = 30$)이었고 부화소요시간은 217시간 30분이었다. 개구 시기는 부화 후 1일 15시경 (부화 후 39시간)이었으며 개구 직후 영양 강화된 해산 로티퍼를 공급하였지만 섭식은 관찰되지 않았다. 첫 섭식은 부화 후 2일에 관찰되었다.

1. 첫 먹이 공급 지연이 생존에 미치는 영향

무급이구를 제외한 부화 후 2일 급이구, 3일 급이구, 4일 급이구의 생존율 그래프는 모두 유사한 경향을 나타냈다 (Fig. 1). 무급이구는 부화 후 5일 이후부터 생존율이 감소하기 시작하였으며, 부화 후 11일 이후부터 급격히 감소하여 부화 후 12일과 13일 사이에 생존율 50%에 도달하였다. 그 후 부화 후 15일에 모든 개체가 사망하였다. 부화 후 2일, 3일, 4일 급이구는 부화 후 11일까지 생존율을 유지한 후 감소하기 시작하였다. 부화 후 3일과 4일 급이구는 생존율 50%에 부화 후 15일에서 16일 사이에, 부화 후 2일 급이구는 부화 후 16일에서 17일 사이에 도달하였다. 부화 후 21일에 가장 생존율이 높은 실험구는 부화 후 3일 급이구이었지만 부화 후 2일 급이구와 유의적으로 차이를 보이지 않았다 ($P > 0.05$). 또한 부화 후 3일 급이구는 부화 후 4일 급이구와 부화 후 19일부터 유의적 차이가 관찰되었다 ($P < 0.05$). 부화 후 21일까지 생존한 각 급이구 별 자어의 척삭장을 비교한 결과 유의적인 차이는 관찰되지 않았다.

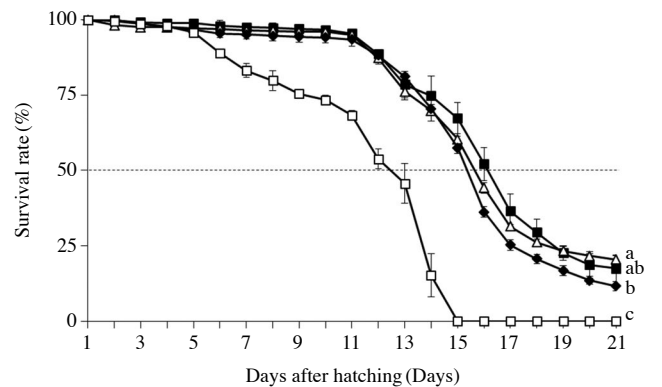


Fig. 1. Survival of *Gadus macrocephalus* larvae under different first feeding time (■ - 2 DAH, △ - 3 DAH, ◆ - 4 DAH, □ - unfed). Different lower case letters denote significant differences ($P < 0.05$).

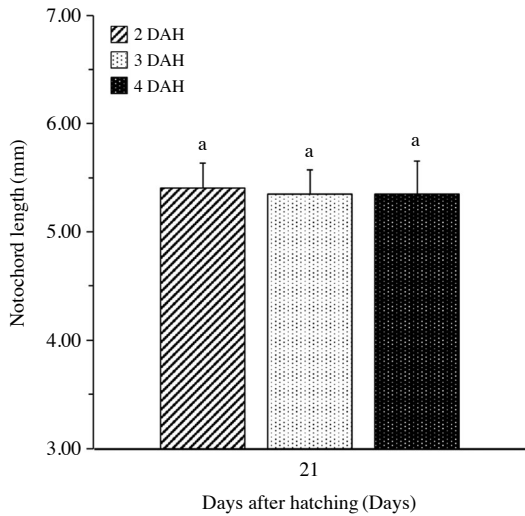


Fig. 2. Changes in notochord length of *Gadus macrocephalus* larvae at 21 DAH under various first feeding time. Different lower case letters denote significant differences ($P < 0.05$).

다 ($P > 0.05$) (Fig. 2).

2. 형태 발달과 기아 시 영향

대구 자어의 기아 시 형태적 차이는 육안으로는 명확히 구분할 수 없었지만 (Fig. 3), 형태학적 계측 결과 급이구와 무급이구 사이에는 차이가 유의하였다 (Fig. 4). 척삭장의 경우 유의적 차이가 12일부터, 체고에서는 부화 후 9일부터 확인되었다 ($P < 0.05$). 근높이와 장높이는 급이구와 무급이구 간의 차이가 부화 후 15일에 유의하였다 ($P < 0.05$). 계측 항목 중 대구 자어 기아 시 가장 민감한 것은 체고였다. 척삭장과 근높이의 경우 급이구와 무급이구가 유의적 차이를 나타냈을 때, 급이구는 유의적으로 증가하였지만 ($P < 0.05$), 무급이구는 기아의 영향에 의해 오히려 유의적으로 감소하였다 ($P < 0.05$). 반면 부화 후 15일에 체고와 장높이에서 급이구와 무급이구 둘 다 기아의 영향과 무관하게 감소하였지만, 무급이구가 급이구에 비해 유의적으로 더 감소하였다 ($P < 0.05$).

대구 자어의 부화 직후 평균 난황 부피는 $0.239 \pm 0.065 \text{ mm}^3$ 였다 (Fig. 5). 그 후 급이구와 무급이구 모두 성장함에 따라 지속적으로 난황부피가 감소하였다. 부화 8일까지 급이구와 무급이구 사이에 유의적 차이가 관찰되지 않았지만 ($P > 0.05$), 부화 후 9일에는 유의적 차이가 확인되었다 ($P < 0.05$). 무급이구는 부화 후 9일에 난황이 모두 소모되었으며, 급이구의 경우 부화 후 11일에 난황이 모두 소모되었다.

3. 유영능력 발달과 기아 시 영향

부화 직후 대구는 머리 방향부터 천천히 가라앉았으며 다

시 수면을 향해 수직 유영을 하였다. 하지만 시간이 지남에 따라 부유능력이 안정되어 가라앉는 현상이 줄어들었으며 점차 수평유영을 하였다. 90초 동안 움직인 평균 시간은 부화일에는 평균 6.91초 움직였다. 그 후 부화 후 15일에 급이구는 평균 19.81초 움직인 반면, 무급이구에서는 부화 후 6일에 평균 15.46초를 움직여 정점을 찍은 뒤 부화 후 15일에는 평균 유영시간이 0.10초까지 감소하여 유영능력이 대부분 상실되었다 (Table 1).

순항유영의 경우 급이구의 모든 측정일에서 10개체 중 9~10개체가 순항유영을 하는 것이 관찰되었으며 부화 후 15일에는 10개체가 순항유영하는 것이 관찰되었다. 그러나 무급이구의 경우 부화 후 15일에 단 2개체만이 관찰되었다. 무급이구에서 순항이동거리는 부화 후 6일에 정점을 찍은 후 계속 감소하였으며, 부화 후 12일부터는 척삭장보다 적은 거리를 움직였다. 급이구는 성장함에 따라 순항유영속도가 점진적으로 증가하였다. 무급이구의 순항유영속도는 90초 동안 움직인 평균 시간, 순항유영거리와 같이 부화 후 6일까지 점진적으로 증가한 뒤 감소하는 경향이 나타났다 (Table 1) (Fig. 6). 돌진유영의 경우 추 자극으로 인해 반응한 자어의 수는 부화 후 12일을 제외하고 급이구가 더 많은 경향을 나타냈다. 부화 후 15일에 급이구의 경우 7개체가 반응을 나타냈지만 무급이구에서는 1개체만이 반응하여 큰 차이를 나타내었다. 돌진유영 이동거리는 무급이구의 경우 점진적으로 증가하다 부화 후 6일에 정점을 찍은 후 계속 감소하였으며, 급이구는 점진적으로 증가하여 부화 후 9일부터 15일까지 무급이구보다 더 많은 거리를 이동하였다. 부화 후 15일에 무급이구는 평균 3.46mm를 이동하여 급이구가 약 5배 더 많이 이동하는 것이 관찰되었다. 직진율은 급이구와 무급이구에서 큰 차이가 없었다 (Table 1) (Fig. 6).

고 찰

이번 연구에서는 자연환경에서 대구 자어가 첫 섭식에 실패하였을 때 자어의 생존, 형태 그리고 유영에 미치는 영향을 간접적으로 파악하기 위해 사육실험을 실시하였다.

다수의 선행연구에서 자어기에 발생하는 대량 폐사가 첫 먹이 공급시기와 관련있다고 보고하였다 (Lasker, 1962; Blaxter and Hempel, 1963; Laurence, 1973). 이번 실험에서는 대구 자어의 생존율을 높이기 위해 가장 적절한 첫 섭식 시기를 파악하고자 하였다. 이를 위해 대구 자어에 먹이 공급을 늦춰가며 생존율과 성장의 변화를 관찰하였다. 대구 자어의 부화 후 21일째 생존율은 부화 후 2일 급이구 ($17.50 \pm 4.27\%$)와 3일 급이구 ($20.50 \pm 1.50\%$)가 부화 후 4일 급이구 ($11.67 \pm 1.52\%$)에 비해 생존율이 높았으며, 척삭장은 2, 3, 4일 급이구 모두 유사하게 나타났다. 결과적으로 대구 종묘의 생존율을 높이기 위해서

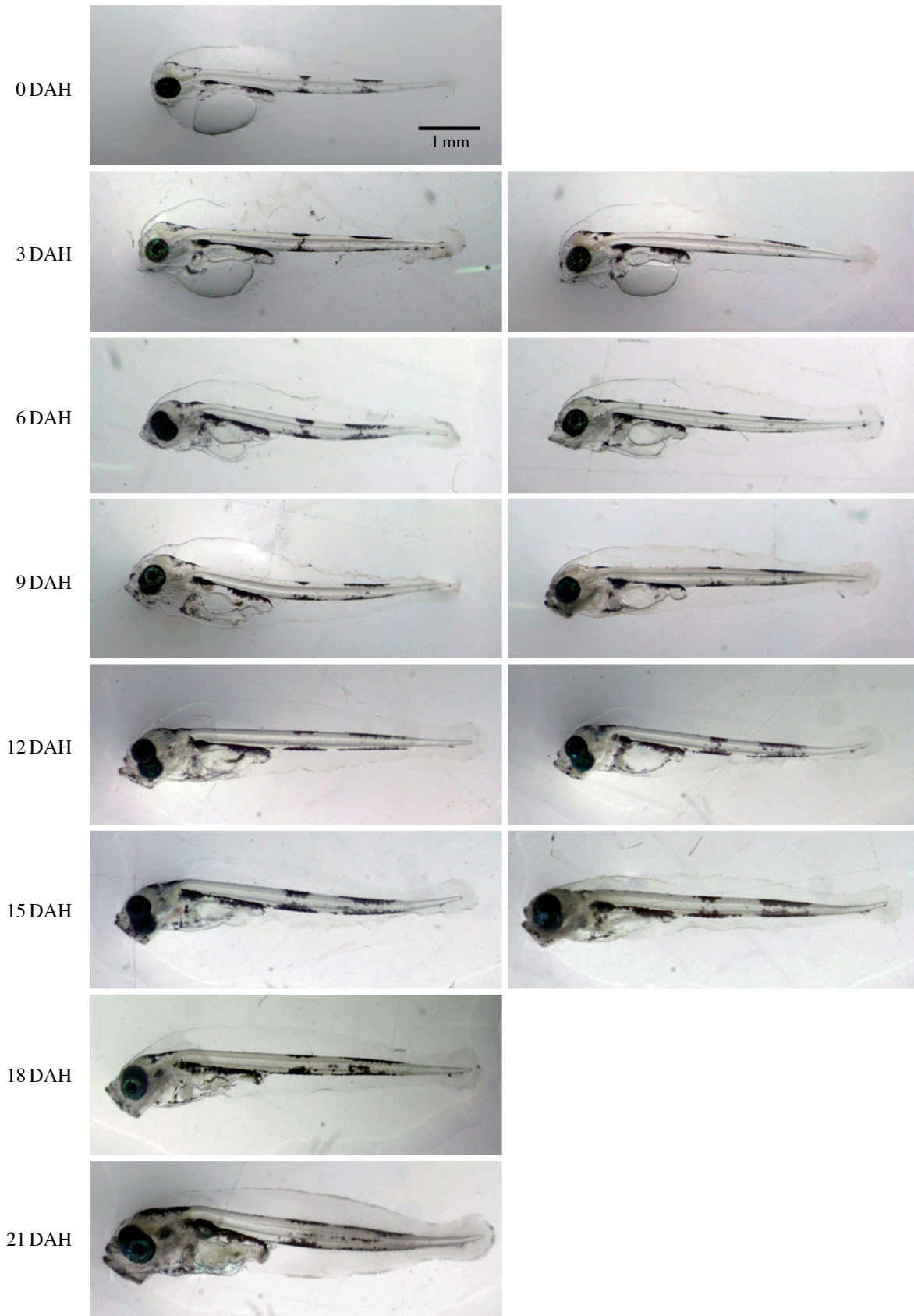


Fig. 3. Developmental changes of *Gadus macrocephalus* larvae under fed (left) and unfed conditions (right) in days after hatching (DAH).

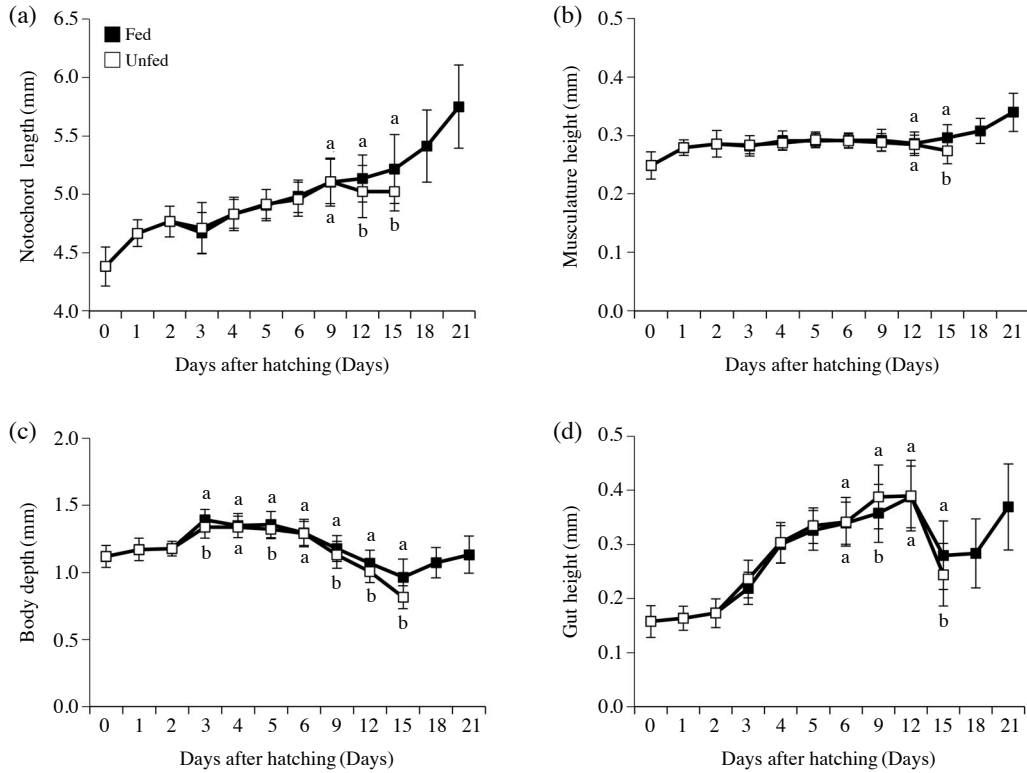


Fig. 4. Morphometric changes of *Gadus macrocephalus* larvae under fed and unfed conditions. Different lower case letters denote significant differences ($P < 0.05$).

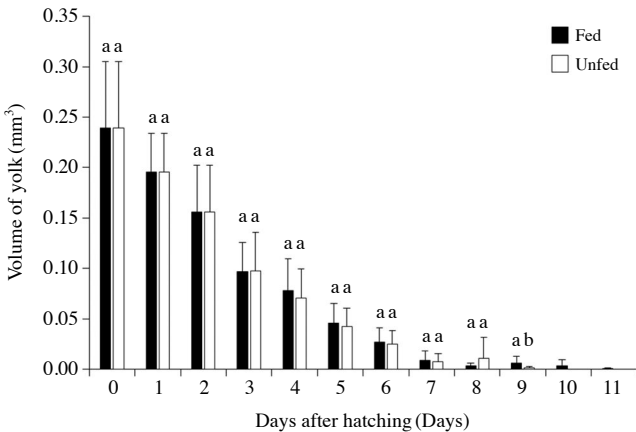


Fig. 5. Changes in yolk sac volume of *Gadus macrocephalus* larvae under fed and unfed conditions. Different lower case letters denote significant differences ($P < 0.05$).

는 적어도 부화 후 3일에는 먹이를 공급해야 한다. 무급이구의 대구 자어는 부화 후 12~13일 사이에 생존율이 50%로 감소하였고 부화 후 15일에 전량 폐사하였다. 한편 기아에 민감하다고 알려진 tiger grouper *Epinephelus fuscoguttatus*는 기아 시 입이 열린 후 13시간 뒤에 생존율이 50%까지 감소하며 18시간째 모든 개체가 사망하였다(Ching *et al.*, 2012). Rock bream

*Oplegnathus fasciatus*의 경우 부화 후 3일에 입이 열린 후 먹이 섭식을 못했을 때 부화 후 4~5일 사이에 생존율이 50%까지 감소하였으며 부화 후 7일에 모든 개체가 사망하였다(Shan *et al.*, 2008). Black sea bream *Acanthopagrus schlegelii*는 기아 시 부화 후 7~8일에 생존율 50%에 도달하며 부화 후 10일에 전량 폐사(Fukuhara, 1987), Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius*는 18.5°C에서 8~10일에 생존율 50%에 도달하며 부화 후 10일에 전량 폐사하였다(Shoji *et al.*, 2002). European flounder *Platichthys flesus*의 경우 부화 후 6일에 첫 섭식을 시작하며 부화 후 12일에 생존율 50%에 도달한 뒤 1일 후 모두 폐사하였다(Yin and Blaxter, 1987a). 반면 기아에 내성이 강하다고 보고된 walleye pollock *Gadus chalcogrammus*는 기아 시 8°C에서 생존율 50%까지 9~10일이 소요되며 부화 후 14일에 모두 사망하였고(Yokota *et al.*, 2016), Atlantic cod *Gadus morhua*는 부화 후 5일에 첫 섭식을 시작하며 14일째 생존율 50% 도달 후 16일째 모든 개체가 폐사하였다. 이번 연구결과를 포함하여 대구과 어류 자어의 기아 시 생존율이 50%에 달하기까지 소요되는 시간이 긴 것으로 나타났는데 이것은 서식 수온과 대구 자어의 운동성 등이 반영된 결과로 생각된다. 한편 2, 3, 4일 급이구의 생존율이 부화 후 11일째부터 급격히 감소하는 경향이 관찰되었는데, 이는 부화 후 11일째의 난황 고

Table 1. Swimming ability of *Gadus macrocephalus* larvae under fed and unfed conditions

Days after hatching	0	3	6	9	12	15	18	21
Feeding conditions	–	Fed	Unfed	Fed	Unfed	Fed	Unfed	Fed
Moving time for 90 second (s)	6.91	16.19	13.49	22.12	15.46	16.94	13.00	24.42
Cruise swimming								
No. fish	10	10	5	10	10	9	9	10
Shifting distance	8.42	8.65	9.53	6.63	12.97	6.43	9.07	15.97
Swimming speed (mm/s)	12.12	14.18	15.17	14.61	18.70	15.30	15.76	18.52
Burst swimming								
No. fish	10	9	9	6	4	9	5	2
Shifting distance	11.07	12.59	11.39	8.73	14.52	12.63	7.91	15.00
Swimming speed (mm/s)	34.94	37.59	37.32	34.53	43.53	40.45	37.07	42.25
Straight rate	0.96	0.93	0.86	0.97	0.96	0.95	0.97	0.94

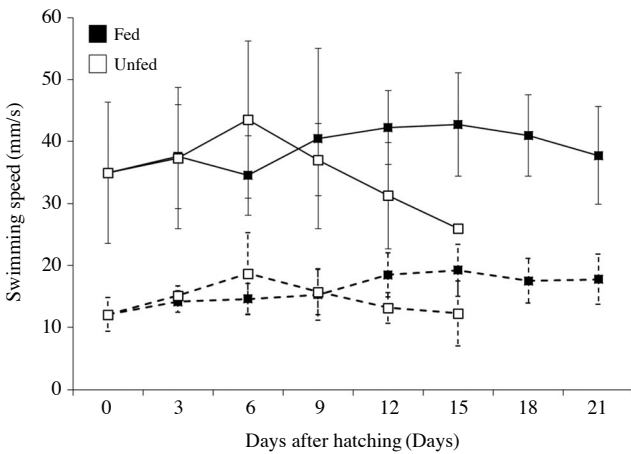


Fig. 6. Swimming speed of *Gadus macrocephalus* larvae under fed and unfed conditions. Solid line, burst swimming speed; dashed line, cruise swimming speed.

갈에 따른 먹이원 변화의 영향으로 생각되며 이에 대해서는 추가적인 연구가 필요하다고 생각된다.

자어의 형태적 변화를 측정하여 기아의 정도를 평가하는 다수의 선행연구가 보고되었다 (Ehrlich *et al.*, 1976; Yúfera *et al.*, 1993; Kailasam *et al.*, 2007). 이번 연구에서도 형태 계측을 이용하여 기아의 영향을 파악하고자 하였으며, 그 결과 모든 측정 항목에서 기아가 진행됨에 따라 정상 섭식 그룹과 비교하여 유의적 차이가 관찰되었다. 척삭장의 경우 굵이구와 무굵이구 사이의 성장은 부화 후 9일까지 유사하였으나 부화 후 12일부터 차이가 유의하였으며, 그 후 굵이구의 척삭장은 계속 증가하였지만 무굵이구는 오히려 감소하였다. 무굵이구의 척삭장 감소 원인은 대구 자어가 부화 후 9일에 난황을 모두 소비한 후 외부 영양을 얻지 못해 체성분을 대사에너지로 사용하기 때문으로 보고된 바 있다 (Lee and Hur, 1997). 근높이와 장높이의 경우 무굵이구 모든 개체가 사망했던 부화 후 15일에서야 차이가 확인되어 기아 상태를 확인하기에는 부적합하였다.

체고와 난황의 경우 굵이구와 무굵이구 차이가 가장 빨리 관찰되어 측정항목 중 기아에 가장 민감하였다. 반면 herring *Clupea harengus*와 plaice *Pleuronectes platessa* 자어의 경우 체고는 기아의 영향에 민감하지 않았으며 pectoral angle의 각도가 기아에 가장 민감하다고 보고하였다 (Ehrlich *et al.*, 1976).

혼합섭식기간이란 첫 외부 섭식 시작과 난황흡수가 끝나는 사이의 기간을 의미하며 (Fhyn, 1989), 내부영양과 외부영양을 동시에 소비하는 기간이다. 이번 연구에서 대구 자어의 혼합섭식기간은 9일이었으나. 한편 olive flounder *Paralichthys olivaceus*는 0~1일 (Dou *et al.*, 2005), gilthead sea bream *Sparus aurata* 0일 (Yúfera *et al.*, 1993), rock bream *O. fasciatus* 0일이며 (Shan *et al.*, 2008), striped bonito *Sarda orientalis*의 혼합섭식 기간은 2일이었으며 (Kaji *et al.*, 2002), 이들 어종과 비교 시 대구 자어는 비교적 혼합섭식기간이 길었다. 한편 선행연구에서 혼합섭식기간이 긴 것으로 알려진 walleye pollock *G. chalcogrammus*는 4~6일 (Yokota *et al.*, 2016), pufferfish *Takifugu rubripes*는 8일 (Jiang *et al.*, 2002), Pacific sand lance *Ammodytes personatus*는 10일 (Yamashita and Aoyama, 1985)로, 대구도 혼합섭식기간이 긴 그룹에 속하였다. 이러한 긴 혼합섭식기간은 대구 자어가 기아에 대한 저항력이 강할 수 있었던 주요 요인으로 생각되며, 해류에 의해 플랑크톤 패치가 없는 장소로 이동하여 첫 섭식에 실패하더라도 내부영양을 이용하며 다음 섭식 기회를 이용할 수 있기 때문에 자어기 생존에 유리할 것이다. 또한 walleye pollock *G. chalcogrammus*도 먹이를 섭식하지 못했을 때 긴 혼합섭식기간이 존재하므로 기아에 의한 폐사율이 완화된다고 보고되었다 (Yokota *et al.*, 2016). 한편 먹이가 상대적으로 많은 시기에 부화하는 고등어과 어종은 기아에 취약하며 일반적으로 탐식성 및 빠르게 성장하는 초기 생존전략을 가진 것으로 알려져 있다 (Hunter and Kimbrell, 1980; Kaji *et al.*, 1996; Park *et al.*, 2015). 대구의 경우 먹이가 상대적으로 부족한 겨울철 환경에서 부화하더라도 상대적으로 긴 혼합섭식기간을 통해 생존 확률을 높일 수 있다.

많은 어류의 초기생활사 중 사망 원인은 기아와 피포식 때문이며(Yin and Blaxter, 1987b), 이 두 가지 요소가 어떠한 상호작용을 하는지에 대해 조사하는 것은 자원량 변동 예측에 있어 중요하다. 이번 연구에서 급이구의 순항유영과 돌진유영 속도는 성장함에 따라 점진적으로 증가하였지만 무급이구의 순항유영과 돌진유영 속도의 경우 기아가 지속됨에 따라 부화 후 6일까지 증가 후 감소하는 패턴이 확인되었다. 이러한 돌진유영속도의 양상은 Atlantic cod *G. morhua*, European flounder *P. flesus*, herring *C. harengus* 어종들에서도 보고됐으며 높은 에너지 유지 비용에도 불구하고 기아 시 활동성과 반응성을 유지하는 생존전략을 가진다고 보고되었다(Yin and Blaxter, 1987b). 하지만 지속적인 기아에 의한 유영속도의 감소는 포식자로부터 도피 행동에 영향을 미쳐서 기아 개체의 경우 사망할 확률이 높아질 수 있다. 이번 연구의 대구 자어 또한 기아 시 부화 후 6일에 급이구보다 높은 유영속도를 가졌으며, 기아 발생 시 유영에 많은 에너지를 사용하여 활동성을 유지하는 생존전략을 가진 것으로 생각된다.

이번 연구에서 기아 시 방향감각 변화에 대한 영향을 알아보기 위해 직진율을 확인하였다. 직진율은 자극에 대해 자어가 얼마나 직선으로 도망쳤는지를 나타내며, 유영속도가 아무리 빠르더라도 자어가 제자리로 돌아온다면 포식자의 공격을 피할 수 없다. 이번 실험 결과 대구 자어는 기아가 지속되더라도 직진율에 큰 변화가 없었다. Atlantic cod *G. morhua*, European flounder *P. flesus*, herring *C. harengus* 자어의 경우 기아 시 실제 이동한 거리와 유영의 시작점부터 종료지점까지 직선거리의 차는 평균 1 cm 이상이었던(Yin and Blaxter, 1987b). 대구는 기아 시 평균 2 mm 차이가 나 Atlantic cod *G. morhua*, European flounder *P. flesus*, herring *C. harengus* 비해 더 직선으로 도망가는 것이 확인되었다. 그러나 이번 실험에서 대구 자어는 기아가 지속됨에 따라 이동거리가 점진적으로 감소하였다. 부화 후 15일에 급이구는 평균 16.0 mm를 움직인 반면 무급이구는 평균 3.5 mm를 움직여 척삭장보다 더 짧게 이동하였다. 따라서 대구가 높은 직진율을 가질 수 있었던 것은 기아로 인해 더 짧은 이동거리를 이동하여 방향 감각 상실을 충분히 반영하기 어려웠기 때문으로 생각된다.

대구 자어의 지속유영능력은 급이구에서 부화 후 21일까지 관찰한 결과 90초 중 25초를 넘지 못하였으며, 먹이를 공급 받지 못했을 경우 부화 후 6일에 최고점에 도달한 뒤 점진적으로 감소하여 부화 후 15일에는 90초 중 0.1초만 움직였다. Black sea bream *A. schlegelii*의 경우 부화 후 7일에 60초 중 60초 유영하였으며(Fukuhara, 1987), snailfish *Liparis tanakae*와 spotty belly greenling *Hexagrammos agrammus*는 부화 후 2일, 부화 직후에 90초 중 90초 유영하였다(Shin *et al.*, 2018). 사육 실험 시 대구는 수조 내 물살을 따라 흘러 다녔으며 먹이 사냥 및 이동 시에 주로 유영하였다. 대구 자어는 다른 어종들에 비해

상대적으로 지속유영하는 시간이 적었으며, 이로 인해 먹이를 탐색할 수 있는 범위가 좁아지고 그에 따라 먹이를 만날 수 있는 확률이 낮아질 수 있을 것으로 추측된다. 결과적으로 대구 자어가 첫 섭식 성공률을 높이기 위해서는 적절한 플랑크톤 패치를 만나는 것이 다른 어종에 비해 더욱 중요하다.

요 약

이번 연구는 대구(*Gadus macrocephalus*) 자어의 첫 섭식 시 기아의 영향을 확인하기 위해 실내 사육 실험하여 성장, 생존, 유영 변화를 관찰하였다. 성장변수를 확인하기 위해 척삭장, 근 높이, 체고, 장높이, 난황을 계측하였다. 그 결과 모든 항목에서 부화 후 15일 전에 차이가 유의적이었으며, 체고, 난황에서 부화 후 9일부터 유의적 차이가 관찰되었다($P < 0.05$). 급이구의 난황은 부화 후 11일 이후에 소비되었다. 늦은 첫 먹이 공급의 영향을 파악하기 위해 다른 먹이 급여 시간(2일, 3일, 4일, 무급이)에 따른 자어의 생존과 성장을 관찰하였다. 무급이구의 경우 부화 후 15일에 전량 폐사하였으며 나머지 실험구는 실험 종료 시까지 생존하였다. 실험이 종료된 부화 후 21일에 2일 급이구($17.50 \pm 4.27\%$)와 3일 급이구($20.50 \pm 1.50\%$) 사이에 차이가 유의하지 않았으나($P > 0.05$), 3일과 4일 급이구($11.67 \pm 1.52\%$) 사이에는 유의한 차이가 확인되었다($P < 0.05$). 부화 후 21일째 2일, 3일 그리고 4일 급이구에 있어서 척삭장에 유의적 차이가 없었다($P > 0.05$). 유영 능력 변화를 관찰한 결과 급이구는 순항유영속도와 돌진유영속도 모두 점진적으로 증가하였으며, 무급이구는 부화 후 6일에 순항유영속도(18.7 ± 6.56 mm/s)와 돌진유영속도(43.5 ± 12.65 mm/s) 모두 최고 속도에 도달한 뒤 점차 감소하였다.

REFERENCES

- Blaxter, J.H.S. and G. Hempel. 1963. The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.). J. Cons. Int. Explor. Mer., 28: 211-240.
- Ching, F.F., Y. Nakagawa, K. Kato, O. Murata and S. Miyashita. 2012. Effects of delayed first feeding on the survival and growth of tiger grouper, *Epinephelus fuscoguttatus* (Forsskål, 1775), larvae. Aquac. Res., 43: 303-310.
- Dou, S.Z., R. Masuda, M. Tanaka and K. Tsukamoto. 2002. Feeding resumption, morphological changes and mortality during starvation in Japanese flounder larvae. J. Fish Biol., 60: 1363-1380.
- Dou, S.Z., R. Masuda, M. Tanaka and K. Tsukamoto. 2005. Effects of temperature and delayed initial feeding on the survival and growth of Japanese flounder larvae. J. Fish Biol., 66: 362-

- 377.
- Ehrlich, K.F., J.H.S. Blaxter and R. Pemberton. 1976. Morphological and histological changes during growth and starvation of herring and plaice larvae. *Mar. Biol.*, 35: 105-118.
- Phyn, H.J. 1989. First feeding of marine fish larvae: are free amino acids the source of energy? *Aquaculture*, 80: 111-120.
- Fukuhara, O. 1987. Larval development and behaviour in early life stages of black sea bream reared in the laboratory. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53: 371-379.
- Gwak, W.S. and K. Nakayama. 2011. Genetic variation and population structure of the Pacific cod *Gadus macrocephalus* in Korean waters revealed by mtDNA and msDNA markers. *Fish. Sci.*, 77: 945-952.
- Gyeongsangnamdo. 2008. 2008 Fisheries Production Yearbook. Gyeongnam, pp. 124-125. (in Korean)
- Houde, E.D. 1974. Effects of temperature and delayed feeding on growth and survival of larvae of three species of subtropical marine fishes. *Mar. Biol.*, 26: 271-285.
- Houde, E.D. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am. Fish. Soc. Symp.*, 2: 17-29.
- Hunter, J.R. 1981. Feeding ecology and predation of marine fish larvae. In: Lasker, R. (ed.), *Marine Fish Larvae: Morphology, Ecology, and Relation to Fisheries*. Washington Sea Grant Program, Seattle, pp. 33-77.
- Hunter, J.R. and C.A. Kimbrell. 1980. Early life history of Pacific mackerel, *Scomber japonicus*. *Fish. Bull.*, 78: 89-101.
- Jiang, Z., G. Jiang and B. Zhang. 2002. Studies on feeding and growth of larval tiger puffer (*Takifugu rubripes*). *J. Dalian Fish. Univ.*, 17: 20-24. (in Chinese)
- Kailasam, M., A.R. Thirunavukkarasu, S. Selvaraj and P. Stalin. 2007. Effect of delayed initial feeding on growth and survival of Asian sea bass *Lates calcarifer* (Bloch) larvae. *Aquaculture*, 271: 298-306.
- Kaji, T., M. Kodama, H. Arai, M. Tagawa and M. Tanaka. 2002. Precocious development of the digestive system in relation to early appearance of piscivory in striped bonito *Sarda orientalis* larvae. *Fish. Sci.*, 68: 1212-1218.
- Kaji, T., M. Tanaka, Y. Takahashi, M. Oka and N. Ishibashi. 1996. Preliminary observations on development of Pacific bluefin tuna *Thunnus thynnus* (Scombridae) larvae reared in the laboratory, with special reference to the digestive system. *Mar. Freshwater Res.*, 47: 261-269.
- Kang, Y.S. 2008. Seasonal variation in zooplankton related to North Pacific regime shift in Korea Sea. *J. Korean Fish. Aquatic Sci.*, 41: 493-504. (in Korean)
- Lasker, R. 1962. Efficiency and rate of yolk utilization of developing embryos and larvae of the Pacific sardine *Sardinops caerulea* (Girard). *J. Fish. Res. Board Can.*, 19: 867-875.
- Laurence, G.C. 1973. Influence of temperature on nutrition utilization of embryonic and prolarval tautog, *Tautoga onitis*. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30: 435-442.
- Lee, C.K. and S.B. Hur. 1997. Yolk resorption, onset of feeding and survival potential of larvae of red spotted grouper, *Epinephelus akaara*. *J. Aquacult.*, 10: 473-483. (in Korean)
- Masuda, R. 2009. Behavioral ontogeny of marine pelagic fishes with the implications for the sustainable management of fisheries resources. *Aqua-BioSci. Monogr. (ABSM)*, 2: 1-56.
- MMAF (Ministry of Maritime Affairs and Fisheries). 2007. Annual statistics on fisheries and aquaculture production 2006. Ministry of Maritime Affairs and Fisheries, Seoul. (in Korean)
- Paperna, I. 1978. Swimbladder and skeletal deformations in hatchery bred *Spams aurata*. *J. Fish. Biol.*, 12: 109-114.
- Park, S.J., S.G. Lee and W.S. Gwak. 2015. Ontogenetic development of the digestive system in chub mackerel *Scomber japonicus* larvae and juveniles. *Fish. Aquat. Sci.*, 18: 301-309.
- Ryland, J.S. and J.H. Nichols. 1975. Effect of temperature on the embryonic development of the plaice, *Pleuronectes platessa* L. (Teleostei). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 18: 121-137.
- Shan, X., H. Quan and S. Dou. 2008. Effects of delayed first feeding on growth and survival of rock bream *Oplegnathus fasciatus* larvae. *Aquaculture*, 277: 14-23.
- Shin, M.G., S.G. Lee, J.T. Lee and W.S. Gwak. 2018. Comparative early developments in winter spawned three pre-larval fishes (*Gadus macrocephalus*, *Liparis tanakae*, *Hexagrammos agrammus*). *Korean J. Ichthyol.*, 30: 9-17.
- Shoji, J., M. Aoyama, H. Fujimoto, A. Iwamoto and M. Tanaka. 2002. Susceptibility to starvation by piscivorous Japanese Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius* (Scombridae) larvae at first feeding. *Fish. Sci.*, 68: 59-64.
- Westrheim, S.J. 1996. On the Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) in British Columbia waters, and a comparison with Pacific cod elsewhere, and Atlantic cod (*G. morhua*). *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 2092: 390.
- Yamashita, Y. and T. Aoyama. 1985. Hatching time, yolk sac absorption, onset of feeding, and early growth of the Japanese sand eel *Ammodytes personatus*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 51: 1777-1780.
- Yin, M.C. and J.H.S. Blaxter. 1987a. Feeding ability and survival during starvation of marine fish larvae reared in the laboratory. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 105: 73-83.
- Yin, M.C. and J.H.S. Blaxter. 1987b. Escape speeds of marine fish larvae during early development and starvation. *Mar. Biol.*, 96: 459-468.
- Yokota, T., T. Nakagawa, N. Murakami, M. Chimura, H. Tanaka, Y. Yamashita and T. Funamoto. 2016. Effects of starvation at the first feeding stage on the survival and growth of walleye pollock *Gadus chalcogrammus* larvae. *Fish. Sci.*, 82: 73-83.
- Yoseda, K., S. Dan, T. Sugaya, K. Yokogi, M. Tanaka and S. Tawada. 2006. Effects of temperature and delayed initial feeding on the growth of Malabar grouper (*Epinephelus malabaricus*) larvae. *Aquaculture*, 256: 192-200.
- Yúfera, M., E. Pascual, A. Polo and M.C. Sarasquete. 1993. Effect of starvation on the feeding ability of gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) larvae at first feeding. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 169: 259-272.